Vestnik zoologii, **33**(1–2): 7–12 , 1999

УДК 595.121:005

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СБОРНОГО РОДА *MONOECOCESTUS* (CESTODA, ANOPLOCEPHALIDAE)

А. А. Спасский

Институт зоологии АН Республики Молдова, Кишинев

Получено 14 декабря 1998

Таксономический анализ сборного рода *Monoecocestus* (Cestoda, Anoplocephalidae). Спасский А. А. — Кратко излагается история изучения аноплоцефалид сборного рода *Monoecocestus*, который скомпонован (Beveridge, 1994) из цестод нескольких родов: 1) *Schizotaenia* Janicki, 1904, типовой вид — *Sch. decrescens* (Diesing, 1895) от пекари (Artiodactyla) Бразилии; 2) *Lentiella* Rego, 1964, типовой вид — *L. machadoi* Rego, 1964 от щетинистой крысы (Rodentia, Echimyidae) Бразилии; 3) *Perutaenia* Parra, 1953, типовой вид — *P. threlkeldi* Parra, 1953 от черной вискаши (Rodentia, Chinchillidae) Перу; 4) *Monoecocestus* Beddard, 1914, типовой вид — *M. americanus* (Stiles, 1895) от американских древесных дикобразов Северной Америки. Из подсемейства Anoplocephalinae эту сборную группу переносим в подсемейство Moniezиinae Spassky, 1951, которая тут рассматривается как подсемейство аноплоцефалид. Установлено новое родовое название: *Pecarezia* Spassky, nom. n. pro *Schizotaenia* Janicki, 1904 (типовой вид: *Taenia decrescens* Diesing, 1856) nom. praeocc., nec Cook, 1895 (Myriapoda); этот род отнесен к трибе Moniezиini. Предлагаются новые диагнозы родов *Monoecocestus* и *Pecarezia*. Упомянутые роды мониезиид грызунов включаем в трибу Paranoplocephalini Spassky, 1996.

Ключевые слова: Cestoda, Anoplocephalidae, *Monoecocestus*, таксономическая ревизия.

Taxonomical Analysis of the Combined Genus *Monoecocestus* (Cestoda, Anoplocephalidae). Spassky A. A. — The paper contains a brief history of studies of the anoplocephalid genus *Monoecocestus* which has been combined by Beveridge (1994) from cestodes belonging to several genera: 1) *Schizotaenia* Janicki, 1904, type species — *S. decrescens* (Diesing, 1856) from peccaries (Artiodactyla) in Brazil; 2) *Lentiella* Rego, 1964, type species — *L. machadoi* Rego, 1964 from spiny rat (Rodentia, Echimyidae) in Brazil; 3) *Perutaenia* Parra, 1953, type species — *P. threlkeldi* Parra, 1953 from the mountain viscachas (Rodentia, Chinchillidae) in Peru; 4) *Monoecocestus* Beddard, 1914, type species — *M. americanus* (Stiles, 1895) from New World porcupines. This group is transferred from the family Anoplocephalidae into family Moniezиidae Spassky, 1951 which is temporary considered as a subfamily of anoplocephalids. Genus *Schizotaenia* Janicki, 1904 as nomen praeoccupatum is renamed into *Pecarezia* nom. n. with the type species *Taenia decrescens* Diesing, 1856 (=*Pecarezia decrescens* (Diesing, 1856) comb. n.) and allocated in the tribe Moniezиini Spassky, 1951. Amended diagnoses of the genera *Monoecocestus* and *Pecarezia* are proposed. The mentioned genera of monieziids from rodents are allocated in the tribe Paranoplocephalini Spassky, 1996.

Key words: Cestoda, Anoplocephalidae, *Monoecocestus*, taxonomical revision.

В начале века от южноамериканского гидрофильного грызуна — водосвинки *Hydrochoerus capibara* (Rodentia, Hydrochoeridae) была довольно обстоятельно описана аноплоцефалидная цестода — *Schizotaenia hagmanni* Janicki, 1904 и установлен новый род *Schizotaenia* Janicki, 1904, типовым видом которого избрана *Schizotaenia decrescens* (Diesing, 1895) Janicki, 1904, паразит пекари *Tayassu* spp., южноамериканских нежвачных парнокопытных, родственных свиньям восточного полушария. К новому роду Яницкий (1904)* отнес, кроме *Sch. hagmanni*, также *Sch. americana* (Stiles, 1896) Janicki, 1904 от североамериканских древесных дикобразов с подвидом *Sch. americana leporis* (Stiles, 1896) Janicki, 1904, обнаруженном у зайца в Северной Америке. Позднее (Fuhrmann, 1932) род *Schizotaenia* был сведен в синоним рода *Monoecocestus* Beddard, 1914.

* В списке литературы приведены основные цестологические сводки, которые включают в себя другие упомянутые источники.

К середине 80-х гг. число видов, причисленных к роду *Monoecocestus*, достигло двух десятков в основном за счет цестод южноамериканских грызунов различных семейств и подотрядов. Ареал этой сборной группы цепней простирается от Аляски до Огненной Земли. Проведенный нами сравнительный анализ видов этой группы показал, что она слагается из нескольких родов аноплоцефалид подсемейства Moniezіinae Spassky, 1951, относящихся к разным надродовым таксонам (трибам или субтрибам).

Так, *Monoecocestus decrescens* (Diesing, 1895) — типовый вид рода, а также *M. hydrochoeri* (Baylis, 1928) поступают в трибу Monieziini Spassky, 1951, основное ядро которой составляют гельминты парнокопытных (Artiodactyla), объединяющих паразитов грызунов (Rodentia). Остальные виды представляют трибу Paranoplocephalini Spassky, 1996.

Трибы различаются не только по таксономической принадлежности дефинитивных хозяев. Выявлены существенные отличия в строении яйцевых оболочек. Так, трибу мониезиин нетрудно отличить по строению грушевидного аппарата, рожки которого одеты колпачком и не переходят в тонкие филаменты. Прочие дифференцирующие признаки триб будут выявлены, когда определится их родовой и видовой состав. В частности неясен состав рода *Monoecocestus*, который, как показано ниже, оказался сборным.

Типовым видом рода *Monoecocestus* первоначально избран *M. erethizontis* Beddard, 1914, позже сведенный (Baer, 1927) в синонимы *Schizotaenia americana* (Stiles, 1896) Janicki, 1904. Родовое название *Schizotaenia* Janicki, 1904 оказалось гомонимом *Schizotaenia* Cook, 1895 (Myriapoda) и подлежало замене, но этого не произошло, поскольку род был объединен с *Monoecocestus*. Типовым видом до последнего времени (Beveridge, 1994) считался *M. decrescens* (Diesing, 1895) Fuhrmann, 1932, что уже не соответствует современным правилам зоологической номенклатуры. Кроме того, в синонимы *Schizotaenia decrescens* (Diesing, 1895) Janicki, 1904 (=*M. decrescens*) была (Baer, 1927) неудачно сведена *Sch. hagmanni* Janicki, 1904. Впоследствии самостоятельность этого вида нами восстановлена — *Monoecocestus hagmanni* (Janicki, 1904) Spassky, 1951.

Повторно анализируя состав упомянутой группы цепней, приходим к выводу, что эти 2 вида не могут оставаться в рамках какого-либо одного рода и даже таксона надродового ранга, в частности трибы или субтрибы. Поэтому родовое имя *Schizotaenia* Janicki, 1904 (nec Cook, 1895) как nomen praeoccupatum заменяем на *Pecarezia*, gen. nom. n. Его краткая характеристика дается на составленном Lühe (1895) описании типового вида — *Pecarezia decrescens* (Diesing, 1856) comb. n. При этом родовое имя *Monoecocestus* и названия типовых видов обоих родов остаются валидными.

Род *Pecarezia*, Spassky, nom. n.

Schizotaenia Janicki, 1904, nom. praeocc., nec Cook, 1895

Типовой вид: *Taenia decrascens* Diesing, 1856

Диагноз. Moniezіinae, Monieziini средних размеров. Сколекс довольно крупный, невооруженный, без следов рудимента хоботкового аппарата. Присоски вакуумного действия находятся на возвышениях, разделенных продольными бороздками. Стробила широкая, краспедотная, проглоттиды многочисленны, вытянуты поперечно. Межпроглоттидные железы не обнаружены. Экскреторных сосудов 2 пары, в сколексе образуют кольцевой анастомоз. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия находятся в задней половине бокового края члеников, неправильно чередуясь. Семенники многочисленны, располагаются у заднего края проглоттид. Бурса цирруса крупная, с толстой мышечной стенкой. Семяпровод до вхождения в бурсу цирруса образует серию петель. Лопастной яичник залегает впереди желточника. Молодая матка сетчатая, при заполнении яйцами выглядит мешковидной и занимает почти всю зону медуллярной паренхимы. Яйца крупные, с тройной оболочкой, внутренняя образует грушевидный аппарат, рожки которого без филаментов, одеты полукруглым колпачком, как у *Moniezia*. Половозрелые в кишечнике южноамериканских нежвачных парнокопытных и у грызунов. Промежуточным хозяином очевидно служат орибатоидные почвенные клещи. Типовой вид — *Pecarezia decrescens* (Diesing, 1856) comb. n., syn.: *Taenia decrescens* Diesing, 1856, *Schizotaenia decrescens* (Diesing, 1856) Janicki, 1904, *Monoecocestus decrescens* (Diesing, 1856) Fuhrmann от бразильских пекари — *Dicotyles* (=*Tayassu*) spp.

Второй вид — *Pecarezia hydrochoeri* (Baylis, 1928) comb. n., syn.: *Schizotaenia hydrochoeri* Baylis, 1928, *Monoecocestus hydrochoeri* (Baylis, 1928) Spassky, 1951 от водосвинки *Hydrochoerus capibara* (Hydrochoeridae) Парагвая.

У нежвачных парнокопытных (Nonruminantia) автохтонная фауна цестод отсутствует. У диких и домашних свиней Юго-Восточной Азии широко распространилась *Pseudanoplocephala crawfordi* Baylis, 1927, которая длительное время значилась среди аноплоцефалид, но в 1980 г. переведена нами в семейство гименолепидид, куда она вполне подходит по морфологическим и биологически признакам. Долгие годы мы вели экспедиционные исследования в центральных (Тува, Киргизия), северных и восточных районах Азии — от тропиков Индокитая до Камчатки и Чукотской тундры включительно и пришли к вполне определенному выводу, что *P. crawfordi* происходит от типичных гименолепидид рода *Hymenolepis* Weinland, 1858. Предков этих цестод свиньи рода *Sus*, вероятно, позаимствовали от крыс, которые служат дефинитивными хозяевами *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) и весьма обильно представлены в Юго-Восточной Азии.

Источник происхождения *Pecarezia decrescens* совсем иной. Она относится к одной трибе с *Moniezia* (паразиты жвачных парнокопытных) и, несомненно, была заимствована пекари от *Ruminantia*. Иначе говоря, *Pseudanoplocephala* и *Pecarezia*, хотя инвазируют родственных дефинитивных хозяев, не только не имеют между собой тесных генетических связей, но относятся к разным таксонам высокого ранга — к разным подотрядам — Hymenolepidata Skrjabin, 1940 и Anolocephalata Skrjabin, 1933.

Род *Monoecocestus* Beddard, 1914 также сохраняется в системе высших цестод, но нуждается в новом обосновании и определении. Из подсемейства Anoplocephalinae Blanchard, 1891, куда его помещает Beveridge (1994), род переводим в подсемейство Moniezinae Spassky, 1951 по наличию матки сетевидного типа. У настоящих аноплоцефалин матка более простого строения: молодая в виде поперечного тяжа эмбриональной ткани, затем принимает форму трубки или лопастного мешка.

В качестве типового вида рода *Monoecocestus* первоначально был установлен *Monoecocestus erethizontis* Beddard, 1914, описанный по экземпляру от американского древесного дикобраза *Erethizon dorsatum* из Лондонского зоопарка. Беэр (Baer, 1925, 1927) ошибочно синонимировал *M. erethizontis* с *Andrya variabilis* Stiles, 1895 и отнес к роду *Schizotaenia* Janicki, 1904. Фурман (Fuhrmann, 1932) обнаружил, что последнее родовое название преккупировано, однако, синонимизировав его с *Monoecocestus*, ошибочно указал в качестве типового вида *Monoecocestus decrescens* (Diesing, 1856) Fuhrmann, 1932; это обозначение невалидно, поскольку данный вид первоначально не был включен в состав *Monoecocestus* и поскольку в качестве типового ранее уже был установлено другое название. Чандлер (Chandler, 1936) установил, что *M. erethizontis* — синоним *Andrya americana* Stiles, 1895, (=*Schizotaenia variabilis* sensu Douthitt, 1915), а не *A. variabilis* Stiles, 1895. Таким образом, валидное название типового рода — *Monoecocestus americanus* (Stiles, 1895) Spassky, 1951.

Для рода *Monoecocestus* характерно расположение вагины впереди бурсы цирруса, наличие густо сидящих острых шипиков на поверхности двуконтурной внешней оболочки яйца и положение матки в виде компактного небольшого ячеистого скопления эмбриональной ткани на конце маточной трубки в апоральной половине среднего поля членика, латерально от многолопастного яичника и впереди от семенников, залегающих узкой полосой вдоль заднего края проглоттид. Основная масса семенников находится апорально от желточника.

Такова топография гонад на рисунках Стайлса (1895), Фурмана (1932) и Фрименна (1949). В монографии Baer (1927) под именем *Schizotaenia americana* (Stiles, 1895) изображен другой вид с апоральным положением женских гонад, причем основная масса семенников сосредоточена позади вагины порально от них.

В новейшем определителе цестод Beveridge (1994) типовым видом указал *M. decrescens* (Diesing, 1856), паразита нежвачных парнокопытных, дефинитивными хозяевами *Monoecocestus* назвал грызунов, парнокопытных и американских страусов, а в качестве иллюстрации вместо типового вида приводит *M. hugmanni* (Janicki, 1904) (паразит водосвинки), родовая принадлежность которого остается под вопросом. Мы исключаем парнокопытных и птиц из списка хозяев рода *Monoecocestus* и заменяем типовой вид на *M. americanus*. В связи с этим меняется и текст родового диагноза.

Род *Monoecocestus* Beddard, 1914

Типовой вид: *Monoecocestus erethizontis* Beddard, 1914 (=*M. americanus* (Stiles, 1895) Spassky, 1951).

Диагноз. Monieziinae небольших и средних размеров. Сколекс невооруженный с мускулистыми округлыми присосками. Стробила плоская, широкая. Проглоттиды многочисленны, краспедотные, вытянуты поперечно, Межпроглоттидные железы не обнаружены. Продольных экскреторных сосудов 2 пары. Они образуют нерегулярно расположенные анастомозы с поперечными сосудами или между собой. Дорсальные сосуды проходят латерально от вентральных. Половой аппарат одинарный. Половые отверстия чередуются, атриум глубокий и широкий, может эвагинироваться, образуя сосочек, выступающий за край стробилы. Семенники многочисленны, залегают поперечной полосой позади женских гонад и половых протоков. Бурса цирруса мускулистая, грушевидная, содержит внутренний семенной пузырек и усаженный шипиками циррус. Яичник многолопастный веероводный, располагается по средней линии или слегка порально. Желточник и тельце Мелиса позади и дорсально от яичника. Вагина открывается впереди бурсы цирруса, пересекает ее с вентральной стороны и образует семяприемник дорсально от яичника. Матка сетчатая, молодая в виде компактного скопления эмбриональной ткани располагается апорально от яичника впереди семенников. Яйца округлые с тремя оболочками. Наружная с поверхности густо покрыта мелкими острыми шипиками. Грушевидный аппарат с двумя рожками, с филаментами, без колпачка. Половозрелые в кишечнике североамериканских грызунов. Цистицеркоиды могут развиваться у орибатоидных клещей. Типовой вид — *Monoecocestus americanus* (Stiles, 1895) Spassky, 1951, syn.: *Andrya americana* Stiles, 1895; *Bertia americana* (Stiles, 1895) Stiles, 1896; *Bertiella americana* (Stiles, 1895) Stiles et Hassall, 1902; *Schizotaenia americana* (Stiles, 1895) Janicki, 1904; *Monoecocestus erethizontis* Beddard, 1914, nec Baer, 1927, от американских дикобразов *Erethizon dorsatum*. Зарегистрирован также у ондатры и у зайца в Северной Америке, однако, эти находки нуждаются в повторном определении. В списке дефинитивных хозяев *M. americanus* указан также *E. epixanthum*, но современные териологи (Соколов, 1977) в составе рода *Erethizon* Cuvier, 1822 различают только один типовой вид — *E. dorsatum* L.

Другие виды *Monoecocestus*

M. anaplocephaloides (Douthitt, 1915) Harkema, 1936 от североамериканского гофера — *Geomys vreviceps* (Sciuromorpha, Geomyidae). Молодая матка отчетливо сетевидная.

M. variabilis (Douthitt, 1915) Freeman, 1949 от *Erethizon dorsatum* Северной Америки.

Возможно, к этому роду подходит и *Monoecocestus sigmodontis* (Chandler et Suttles, 1922) Spassky, 1951 от колючего хлопкового хомяка *Sigmodon hispidus* из Техаса (США) (Myomorpha, Cricetidae). Ранние этапы онтогенеза матки этого вида не описаны.

Schmidt (1986) из числа представителей неоарктической фауны к роду *Monoecocestus* относит еще 2 вида: *M. giganticus* Buhler, 1970 от *Erethizon dorsatum* Колорадо (США) и *M. thomasi* Rausch et Naser, 1977 от североамериканской летяги *Glaucomys sabrinus* Орегона (США). Принадлежность этих цестод грызунов к роду *Monoecocestus* требует подтверждения.

Таксономический статус многочисленных южноамериканских видов, включенных предыдущими авторами в состав этого рода, заслуживает специального исследования. Их целосообразно обсуждать одновременно с представителями родов *Perutaenia* Parra, 1953 и *Lentiella* Rego, 1964, которые Беверидж (1994) сводит в синонимы *Monoecocestus.* Эти роды не вполне сходны по морфологическим и эколого-географическим признакам.

Lentiella machadoi Rego, 1964, типовой вид, весьма скудно описанный по материалу от бразильской щетинистой крысы *Proechimys gayennensis,* резко отличается от известных нам мониезиин топографией женских гонад (яичник смещен апорально от желточника) и обитанием на территории неотропической области, в иной (в сравнении с лесами США) природной обстановке.

У *Perutaenia threlkeldi* Parra, 1953, паразита перуанского пушака *Legidium peruanum* из рода горных вискаш, яичник и желточник залегают симметрично по средней линии тела, а семенники дорсально в передней половине проглоттид, тогда как у *Monoecocestus* они располагаются узкой полосой позади женских половых желез у самой задней границы члеников. Дорсальные и вентральные сосуды следуют независимо друг от друга, тогда как у типичных видов *Monoecocestus* они анастомозируют друг с другом, а вентральные сосуды еще образуют дополнительные анастомозы с поперечными сосудами.

Развитие матки у *L. machadoi* и *P. threlkeldi* авторами этих видов не было изучено. Беверидж (1994) повторно исследовал типовые экземпляры и пришел к заключению, что для выявления структуры матки на ранних этапах необходим новый материал. Однако он отмечает, что у *L. machadoi* матка лопастная и представляется слегка сетчатой, но вагина, в противоположность мнению Rego (1964), хорошо видна и открывается в половой атриум впереди бурсы цирруса, как и у *P. threlkeldi.* Это и послужило основанием для их включения в состав рода *Monoecocestus,* с чем трудно согласиться, учитывая расхождения по другим анатомическим, экологическим и зоогеографическим признакам. По-видимому, отмеченное взаиморасположение половых протоков свойственно группе родов мониезиин. Все 3 рода — *Monoecocestus, Lentiella* и *Perutaenia* — до получения новых данных мы рассматриваем как самостоятельные таксоны трибы Paranoplocephalini Spassky, 1996, подсемейства Moniezinae. Они инвазируют гистрикоморфных грызунов разных семейств: Erethizontidae, Echimyidae и Chinchillidae и на континентах восточного полушария не встречаются.

Среди гельминтов перуанского пушака значится еще одна похожая цестода — *Paranoplocephala forcipata* (Linstow, 1904) Spassky, 1951, очень неполно и не-

адекватно описанная под именем *Bertia forcipata* Linstow, 1904. Вполне возможно, что она и *P. threlkeldi* — один и тот же вид. Если наше предположение (Спасский, 1956) подтвердится, тогда типовой вид перутении получит предложенное Линстовым (1904) обозначение.

В итоге проведенного анализа в составе сборного рода *Monoecocestus* выявляются по крайней мере 4 рода, относящихся к разным трибам подсемейства мониезиин: к трибе Moniezini Spassky, 1951 принадлежит род *Pecarezia*, nom. n., а к трибе Paranoplocephalini Spassky, 1996 — роды *Monoecocestus* Beddard, 1914, *Lentiella* Rego, 1964 и *Perutaenia* Parra, 1953.

Мы относим эти трибы к подсемейству Moniezinae, поскольку граница между семействами Anoplocephalidae Blanchard, 1896 и Monieziidae Spassky, 1951 еще не вполне определилась. Для решения этой сложной задачи потребуются разносторонние исследования силами ученых разных стран. Но если сопоставить типовые роды, то их самостоятельность становится очевидной, так как они находятся на разных уровнях морфо-функциональной эволюции и представляют разные ветви генеалогического древа надсемейства Anoplocephaloidea.

Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. — М. : Высш. шк., 1977. — 496 с.

Спасский А. А. Аноплоцефаляты — ленточные гельминты домашних и диких животных // Основы цестодологии. — М. : Изд-во АН СССР, 1951. — Т. 1. — С. 736.

Спасский А. А. О строении и систематическом положении Parutaenia threlkeldi (Cestoda: Anoplocephalidae) // Acta veterinar. Acad. Sci. Hung. — 1956. — **5–6**, № 1. — P. 133–140.

Спасский А. А. О структуре семейства аноплоцефалид (Cestoda: Cyclophyllidea) // Биол. журн. Армении. — 1996. — **49**, № 3–4. — С. 106–111.

Baer J. G. Monographie des Cestodes de la famille des Anoplocephalidae. — Paris : Londres, 1927. — 239 p.

Beveridge J. Family Anoplocephalidae Cholodkovsky, 1902 // Key to the cestode parasites of vertebrates. — CAB International : St. Albans, 1994. — P. 315–366.

Schmidt G. D. CRC Handbook of tapeworm identification. — Boca Raton, Florida, USA : CRC Press, Inc., 1986. — 675 p.